管氏肿腿蜂抚育行为有利于子代生长发育

黄维亚，李　莉*

（贵州师范大学生命科学学院，贵阳 550025）

摘要：【目的】本研究以管氏肿腿蜂 *Scleroderma guani* Xiao *et* Wu 雌成蜂及其子代为研究对象，探究母代雌成蜂抚育行为对其子代生长发育的影响，为揭示该寄生蜂的半社会习性提供重要理论依据。【方法】本研究以松墨天牛 *Monochamus alternatus* 幼虫(0.532 ± 0.021 g，平均值 ± *SE*)为寄主，在置于温度 26 ± 0.5℃、相对湿度 70% ± 5%、光周期 10L∶14D 的光照培养箱内的玻璃试管中按 1 头雌成蜂/0.1 g 寄主单位重量的比例接蜂，分别在子代卵期、低龄幼虫期、高龄幼虫期、老熟幼虫期、吐丝幼虫期和茧蛹期取出母蜂组成 6 个不同的抚育处理，以全程均有母蜂抚育作为对照，观察子代蜂的生长发育及存活情况。【结果】当卵期缺失母蜂抚育时，子代低龄幼虫的平均发育历期明显延长，是对照的 1.6 倍；子代不同发育时期缺失母蜂抚育时，老熟幼虫发育历期比对照延长 0.885 d。在卵期和幼虫期缺失母蜂抚育不利于子代存活，卵期缺失母蜂时子代蜂发育至老熟幼虫和吐丝幼虫的存活率分别为 22.08% 和 17.43%，分别为对照的 1/3 和 1/4。同时，在卵期、低龄幼虫期、高龄幼虫期和老熟幼虫期缺失母蜂时，其子代蜂感染球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* 的比例均高于 40%，尤其是低龄幼虫期缺失母蜂后子代感染率高达 65.68%，是全程均有母蜂抚育的 11 倍。【结论】管氏肿腿蜂母蜂抚育有利于子代生长发育，提高子代存活率并降低子代感病率，对管氏肿腿蜂种群的繁衍具有重要意义。

关键词：管氏肿腿蜂；抚育行为；缺失母蜂；发育时期；子代适合度；球孢白僵菌

中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2017)04-0441-09

Maternal care improves offspring developmental performance in *Scleroderma guani* (Hymenoptera: Bethylidae)

HUANG Wei-Ya, LI Li* (School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550025, China)

Abstract: 【Aim】The study aims to explore the effects of maternal care on offspring developmental performance of *Scleroderma guani* Xiao *et* Wu, so as to provide important theoretical evidence for its subsocial behavior. 【Methods】*S. guani* wasps were reared on *Monochamus alternatus* larvae (body weight = 0.532 ± 0.021 g, mean ± *SE*) according to the 1 female wasp/0.1 g host in a glass tube in the growth cabinet with the conditions of 25 ± 5℃, 70% ± 5% RH, and a photoperiod of 10L∶14D. The growth and development of the parasitoid offspring were tested in six different maternal care treatments (removing mother wasps in egg, early instar larva, late instar larva, mature larva, spinning mature larva and pupa cocoon stages of their offspring, respectively) and the control (with maternal care in all developmental stages of offspring). 【Results】In the experimental group lacking of maternal care in egg stage, the mean developmental duration of early instar larva prolonged obviously, being 1.6 times as high as that of the control group. When there was lack of maternal care in different developmental stages, the mean developmental duration of mature larvae also prolonged 0.885 d as compared with the control

基金项目：国家自然科学基金项目(31360519)；贵州省科技厅农业攻关项目(黔科合 NY[2013]3041 号)；贵州省林业厅科学技术项目(黔林科合[2014]02 号)

作者简介：黄维亚，女，1991 年 7 月生，山东淄博人，硕士研究生，研究方向为昆虫行为学，E-mail：weiyajy@126.com

* 通讯作者 Corresponding author，E-mail：lilee001@126.com

收稿日期 Received：2017-01-22；接受日期 Accepted：2017-03-07

group. Moreover, lack of maternal care in egg and larval stages was unfavorable for the offspring survival. In the experimental groups without maternal care in egg stage, the survival rates of mature larvae and spinning mature larvae were 22.08% and 17.43%, respectively, which were only one third and one fourth of that of the control group, respectively. In the experimental groups lacking of maternal care in egg stage, early instar larva, late instar larva and mature larva, the infection rates of offspring by *Beauveria bassiana* were above 40%. Especially in the experimental group lacking of maternal care in early instar larva, the infection rate of offspring was up to 65.68%, which was 11 times as high as that in the control group. 【Conclusion】The maternal care in *S. guani* can promote the offspring development and survival rate and reduce the infection rate of offspring by pathogens, playing important roles in the parasitoid's population reproduction.

Key words: *Scleroderma guani*; maternal care; female removal; developmental stage; offspring fitness; *Beauveria bassiana*

昆虫抚育行为又称抚育行为,即母代产卵后为提高子代发育速率及有效存活率而进行的一系列行为(Resh and Cardé, 2003; Costa, 2006)。亲代抚育行为广泛存在于昆虫 10 多目 50 多科中,其抚育形式多种多样,从简单的亲代用自己的身体或者覆盖物去保护卵(非社会性昆虫,如蟑螂)到提供子代食物并保护栖境(半社会性昆虫,如蝽、寄生蜂等)再到复杂的亲子生活和协同抚育(社会性昆虫,如蜜蜂、蚂蚁等)都有相关研究(Costa, 2006; 尚玉昌, 2006)。可见,抚育行为是这些昆虫应对复杂生境和种群繁衍的一种重要生态策略,也是权衡亲代与子代之间"投入与收益"相互关系的重要依据,更为昆虫社会性行为的形成与进化提供重要线索(Trumno, 2012)。

管氏肿腿蜂 *Scleroderma guani* Xiao *et* Wu 是一种准社会性昆虫,其雌成蜂产卵后会抚育后代,一直守护直到子代结茧化蛹后才离开,再寻找新的寄主,具有典型的雌性抚育行为习性(张仲信和田淑贞, 1980; 张卫光等, 2004; 姚万军和杨忠岐, 2008; 伍绍龙等, 2013)。该寄生蜂隶属于膜翅目(Hymenoptera)肿腿蜂科(Bethylidae),是许多钻蛀性林业害虫幼虫和蛹的体外寄生蜂(萧刚柔, 1992),被广泛用于松墨天牛 *Monochamus alternatus* 等林木蛀干害虫的生物防治中(陈君和程惠珍, 2000; 杨忠岐, 2004)。目前,关于管氏肿腿蜂的生物学及其生物防治利用已取得了许多研究进展(陈君和程惠珍, 2000; 张卫光, 2004; 胡尊瑞等, 2014)。但是,关于管氏肿腿蜂抚育行为的研究尚少,目前仅国内有 2 篇文献报道:贺凯等(2006)描述了该蜂的抚育行为,发现雌成蜂有搬运子代幼虫集中结茧化蛹的现象,且该行为与其幼虫孵化率和化蛹率有着密切关系;伍绍龙等(2013)发现管氏肿腿蜂雌成蜂主要以搬运其子代高龄幼虫为主,并指出该行为具有节律性,推测雌成蜂在搬运子代过程中可能存在利用嗅觉来探测和识别子代。另外,在其他肿腿蜂科昆虫中也发现有雌蜂抚育的现象。早在 1991 年,Hardy 和 Blackburn(1991)就报道了肿腿蜂 *Goniozus nephantidis* 存在雌性抚育行为,其雌成蜂会保护子代发育至茧蛹,以避免雌成蜂之间过寄生、重寄生以及种间竞争。还有在中国特有种川硬皮肿腿蜂 *S. sichuanenis* 的研究报道中,也曾发现该寄生蜂的母蜂产卵后仍留在寄主体表,摄食并照料其卵和幼虫的发育,并将脱离寄主的卵粒和幼虫搬回寄主体表,甚至将发育不良的卵或幼虫吃掉(Gauld and Bolton, 1988; 周祖基等, 1997; 杨伟等, 2005)。又如,Hu 等(2012)在研究哈氏肿腿蜂 *S. harmandi* 抚育行为时,发现母蜂抚育会影响其子代蜂的存活和性比等重要生活史特性(Hu *et al.*, 2012)。关于肿腿蜂抚育行为的最新研究进展中,Tang 等(2014)提出了"互助利用寄主假说",该假说认为,肿腿蜂母蜂协作共同制服寄主,互助抚育子代的社会行为有利于其寄生个体较大的寄主。但是,肿腿蜂科昆虫的雌性抚育行为对其子代生长发育的影响及其生物学意义还未见详实报道。

因此,本研究以"管氏肿腿蜂-松墨天牛幼虫"为研究对象,根据管氏肿腿蜂子代发育的过程(伍绍龙等, 2013),设置 6 个抚育处理,即分别在子代蜂处于卵期、低龄幼虫期、高龄幼虫期、老熟幼虫期、吐丝幼虫期和茧蛹期时取出母蜂,并以子代发育全程均有母蜂抚育作为对照,比较分析以上不同发育阶段缺失母蜂抚育后,子代适合度的变化,包括子代平均发育历期、存活率和被感染情况等。拟明确管氏肿腿蜂雌成蜂抚育行为对其子代发育、存活的重要影响,从而验证母代抚育行为与其子代

生长发育之间的密切关系，为深入探究管氏肿腿蜂等半社会性昆虫抚育行为的生态学意义提供重要理论依据，也为该寄生蜂规模化繁殖技术改进提供重要参考。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

管氏肿腿蜂由本实验室长期用松墨天牛续代饲养（>10 代），获得稳定的管氏肿腿蜂实验种群。松墨天牛采集于贵州省龙里县谷脚镇（106.019°E，26.883°N），寄主植物为马尾松 *Pinus massoniana*。选取 3–4 龄幼虫为供试虫，以单头、单管装在放有木屑的 5 mL 试管中，保存于 4~5℃的冰箱中待用。

1.2 仪器和试剂

冰箱（BCD-290W，青岛海尔股份有限公司），光照培养箱（RXZ 智能型，宁波江南仪器厂），玻璃试管（12 mm×75 mm，繁蜂用），灭菌锅（型号 BXM-30R，上海博迅实业有限公司医疗设备厂），鼓风干燥箱（JC101 型，上海成顺仪器仪表有限公司），计数器，镊子，毛笔，10% 酒精（贵州利健消毒制品有限公司），电子天平（HZT-A500，美国康州 HZ 电子有限公司），蒸馏水，医用棉花，PDA 固体培养基（马铃薯 200 g，葡萄糖 20 g，琼脂 18 g，蒸馏水 1 000 mL），棉蓝染色液（苯胺蓝 0.025 g，乳酸 10 g，甘油 20 g，蒸馏水 10 mL）。

1.3 平均发育历期和存活率的测定

选取发育良好的 3–4 龄松墨天牛幼虫（体重 0.500±0.050 g）供试。首先，寄主体表消毒：经蒸馏水、10% 酒精、再蒸馏水洗净，待其体表自然晾干后称重；装入玻璃试管中，编号及标记，按 1 头雌成蜂/0.1 g 寄主单位重量的比例接蜂（吴伟等，2008）。随后，立即用棉花球塞紧试管口，标记，并放入放置于避光的小型纸盒中光照培养箱（温度26±0.5℃，相对湿度 70%±5%，光周期 10L:14D）。为了更系统地观察雌成蜂抚育行为，根据伍绍龙等（2013）对管氏肿腿蜂子代不成熟时期的划分方法，将其分为 5 个时期，即卵期（egg stage）、低龄幼虫期（early instar larva）、高龄幼虫期（late instar larva）、老熟幼虫期（mature larva）、吐丝幼虫期（spinning mature larva）和茧蛹期（pupa cocoon）。依次设置为不同试验处理时期，处理方法即待母代雌成蜂产卵后，分别在以上不同发育时期取出雌成蜂，随后持续观察并记录每个处理中子代蜂的发育和存活情况，每 24 h 观察 1 次；同时，以全程均有母蜂抚育作为对照。每个处理各 20 个重复。记录和比较子代蜂不同发育阶段的平均历期，包括：卵历期（卵发育至幼虫孵化的天数）、低龄幼虫期（从低龄幼虫发育到高龄幼虫的天数）、高龄幼虫期（从高龄幼虫发育到老熟幼虫的天数）、老熟幼虫期（从老熟幼虫到吐丝幼虫所经历的天数）、吐丝幼虫期（从吐丝幼虫发育到茧蛹的天数）、茧蛹期（从茧蛹到子代蜂成虫羽化的天数）及未结茧蛹（从老熟幼虫未经吐丝结茧直接发育至蛹），以及子代存活率，包括分别由卵发育至以上不同发育阶段的存活率。

1.4 子代性比和单雌重量的测定

根据 1.3 节试验处理，待子代羽化后，记录和比较不同抚育处理中子代性比和单雌重量的变化。其中，性比用子代雄蜂占比表示，单雌体重（mg）= 子代雌蜂总重/子代雌蜂总数。

1.5 子代被微生物感染率的测定

根据 1.3 节试验处理方法，比较缺失母蜂抚育后，子代在不同发育时期的被感染情况。分别在不同发育时期选取 30 管，将母蜂取出，以全程均有母蜂抚育的作为对照，持续观察，记录有无母蜂抚育时子代被微生物感染的情况。记录和比较子代感染率（子代感染管数/接蜂总管数）和子代感染死亡率（子代感染全部死亡管数/接蜂总管数）。同时，根据对被感染子代样本的病原微生物的形态特征进行种类鉴定。

1.6 数据分析

运用 Excel 整理数据，采用 SPSS21.0（SPSS Inc.，Chicago，IL，USA）进行统计分析。利用 K-S 方法检验数据是否符合正态分布，利用单因素方差分析（ANOVA）中的最小显著差法（least significant difference，LSD）对不同抚育处理之间幼虫、茧蛹的平均发育历期、存活率以及子代感染率、感染致死率、性比和单雌体重进行差异显著性分析；利用 *t*-检验（*t*-test）方法比较分析卵的平均发育历期和卵存活率在卵期缺失母蜂抚育处理与对照之间的差异。

2 结果

2.1 不同抚育处理对子代蜂平均发育历期的影响

管氏肿腿蜂子代蜂在不同发育阶段缺失其母蜂抚育后，子代平均发育历期会有所变化（表 1）。如卵期缺失母蜂抚育时，其低龄幼虫期延长，约 3.071±0.286 d（平均值±*SE*，下同），而全程均有母蜂抚育

时，子代低龄幼虫期仅为 2.211 ± 0.096 d($F_{2,50}$ = 4.819, P < 0.05)(表 1)。其次，在卵期、低龄幼虫期、高龄幼虫期和老熟幼虫期缺失母蜂抚育与全程均有母蜂抚育之间相比，老熟幼虫平均发育历期也存在相同趋势($F_{4,73}$ = 4.212, P < 0.05)(表 1)。当子代发育全程均有母蜂抚育时，老熟幼虫的平均发育历期最短，约为 2.737 ± 0.185 d，而与此相比，子代不同发育时期因缺失母蜂母蜂抚育后，老熟幼虫的平均发育历期延长了 0.885 d。此外，在子代不同发育时期缺失母蜂抚育后，吐丝幼虫的平均发育历期也有明显变化($F_{5,85}$ = 9.790, P < 0.05)(表 1)。当卵期缺失母蜂抚育，会影响到随后子代发育至吐丝幼虫的历期长短(约 3.111 ± 0.200 d)，是对照的 1.612 倍(表 1)。

表 1　不同发育时期缺失母蜂抚育时管氏肿腿蜂子代的平均发育历期

Table 1　The mean developmental duration of the offspring of *Scleroderma guani* without maternal care in different developmental stages

抚育处理时期 Maternal care treatment stage	子代平均发育历期 Mean developmental duration of the offspring (d)					
	卵期 Egg stage	低龄幼虫期 Early instar larva	高龄幼虫期 Late instar larva	老熟幼虫期 Mature larva	吐丝幼虫期 Spinning mature larva	茧蛹期 Pupa coccon
自卵期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in egg stage	5.700 ± 0.179	3.071 ± 0.286 a	2.182 ± 0.122 a	3.333 ± 0.167 ab	3.111 ± 0.200 a	13.667 ± 0.408 ab
自低龄幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in early instar larva	–	2.550 ± 0.185 ab	2.053 ± 0.209 a	3.625 ± 0.272 a	2.200 ± 0.200 b	13.357 ± 0.998 ab
自高龄幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in late instar larva	–	–	2.421 ± 0.176 a	3.882 ± 0.208 a	1.385 ± 0.140 d	14.923 ± 0.178 a
自老熟幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in mature larva	–	–	–	3.647 ± 0.256 a	1.533 ± 0.192 cd	14.615 ± 0.446 a
自吐丝幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in spinning mature larva	–	–	–	–	2.050 ± 0.135 bc	13.450 ± 0.540 ab
自茧蛹期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in pupa cocoon	–	–	–	–	–	11.900 ± 0.31 5b
全程母蜂抚育 Maternal care in the whole stages (CK)	5.684 ± 0.203	2.211 ± 0.096 b	2.211 ± 0.123 a	2.737 ± 0.185 b	1.895 ± 0.130 bcd	14.895 ± 0.252 a

–：未检测到 Undetectable. 表中数据为平均值 ± 标准误，同一列中数据后不同字母表示样本间差异显著(单因素方差分析 LSD 法，P < 0.05)。表 2 同。Data in the table are represented as mean ± *SE*. Different letters following the data in a column indicate significant difference (ANOVA/LSD, P < 0.05). The same for Table 2.

与全程均有母蜂抚育的对照相比，子代蜂缺失母蜂抚育后各时期子代存活率会下降(表 2)。如有母蜂抚育时，卵存活率为 95.10% ± 2.60%；缺失母蜂后，其卵存活率明显低于对照(t_{37} = −5.215, P < 0.001)，为 66.82% ± 4.68%。同理，卵期缺失母蜂后，低龄幼虫存活率降至为 34.11% ± 7.25%，仅仅是全程均有抚育的一半($F_{2,56}$ = 28.866, P < 0.001)。与对照相比，缺失母蜂抚育时，老熟幼虫存活率下降最明显，如卵期、低龄幼虫期和高龄幼虫期缺失母蜂抚育后，其老熟幼虫存活率分别降至 22.08% ± 5.86%, 38.09% ± 6.08% 和 39.57% ± 5.92%，仅分别占全程均有母蜂抚育的1/3, 1/2 和

表 2　不同发育时期缺失母蜂抚育时管氏肿腿蜂子代的存活率

Table 2　Offspring survival rates of *Scleroderma guani* without maternal care in different developmental stages

抚育处理时期 Maternal care treatment stage	不同发育时期存活率 Survival rate in different developmental stages (%)						
	卵 Egg stage	低龄幼虫 Early instar larva	高龄幼虫 Late instar larva	老熟幼虫 Mature larva	吐丝幼虫 Spinning mature larva	未结茧蛹 Uncocooned pupa	成虫 Adult
自卵期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in egg stage	66.820 ±4.682	34.115 ±7.250 c	27.665 ±6.453 c	22.080 ±5.862 c	17.430 ±4.550 b	4.867 ±1.665 a	14.570 ±3.966 b
自低龄幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in early instar larva	–	61.580 ±3.260 b	45.960 ±5.085 b	38.095 ±6.088 c	28.950 ±5.700 b	2.907 ±0.582 a	26.605 ±0.056 ab
自高龄幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in late instar larva	–	–	58.953 ±4.644 b	39.579 ±5.920 c	24.923 ±5.777 b	5.125 ±1.400 a	22.984 ±4.890 ab
自老熟幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in mature larva	–	–	–	57.962 ±6.392 b	28.995 ±5.438 b	4.150 ±0.957 a	44.358 ±6.272 ab
自吐丝幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in spinning mature larva	–	–	–	–	71.540 ±4.374 a	3.230 ±1.182 a	42.415 ±6.523 ab
自茧蛹期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in pupa cocoon	–	–	–	–	–	–	62.780 ±5.185 a
全程母蜂抚育 Maternal care in the whole stages (CK)	95.100 ±2.600	87.358 ±2.867 a	76.326 ±5.329 a	77.353 ±2.951 a	68.511 ±3.759 a	1.774 ±0.409 a	63.053 ±3.859 a

1/2(分别为：$F_{3,74}$ = 14.275，P < 0.001；$F_{4,92}$ = 3.206，P < 0.05；$F_{5,111}$ = 0.851，P < 0.05)，且吐丝幼虫存活率也是同样趋势。进而对成虫存活率影响较大($F_{6,74}$ = 2.587，P < 0.05)，卵期缺失母蜂的处理中，成虫存活率最低，仅为 14.57% ±3.97%；而茧蛹期缺失母蜂后成虫存活率与对照相比差异不大，成虫存活率分别达到 62.78% ±5.19% 和 63.05% ±3.84%。

2.2　不同抚育处理对子代性比和单雌体重的影响

通过比较分析不同抚育处理对子代性比和单雌重量的影响，结果显示：有无母蜂抚育对子代性比并无显著影响($F_{6,94}$ = 1.562，P > 0.05)，其雄蜂所占比例均在 15% ~25% 之间(图 1)。不同抚育处理对子代单雌体重的成显著变化($F_{6,91}$ = 3.376，P < 0.05)；与对照相比，不同发育时期缺失母蜂抚育后子代单雌体重无显著影响，但自茧蛹期始缺失母蜂抚育时，子代单雌重量为0.882 ±0.048 mg，明显高于自高龄幼虫期始缺失母蜂抚育后子代单雌体重(0.668 ±0.031 mg)(图 2)。

2.3　不同抚育处理下管氏肿腿蜂子代感染微生物的情况

不同抚育处理的子代发育过程中，均有被微生物感染的现象。不同发育时期缺失母蜂与全程均有母蜂抚育的对照相比，前者的感染率均高于对照的感染率($F_{6,28}$ = 7.865，P < 0.001)(图 3：A)。卵期、低龄幼虫期、高龄幼虫期及老熟幼虫期缺失母蜂后，子代感染率均达到 40% 以上，分别为 45.740% ±11.423%，65.680% ±3.503%，51.440% ±11.594% 和 45.720% ±5.329%，而全程均有抚育的感染率仅为 5.720% ±3.503%。而在茧蛹期缺失母蜂后，与对照相比，两者之间子代感染率并无差异，前者感染率仅为 17.160% ±5.351%。

由图 3(B)可以看出，不同抚育处理之间，子代的感染死亡率有明显差异($F_{6,28}$ = 6.102，P < 0.001)。当低龄幼虫期缺失母蜂抚育时，子代感染死亡率最高，为 25.740% ±5.351%，而到吐丝幼

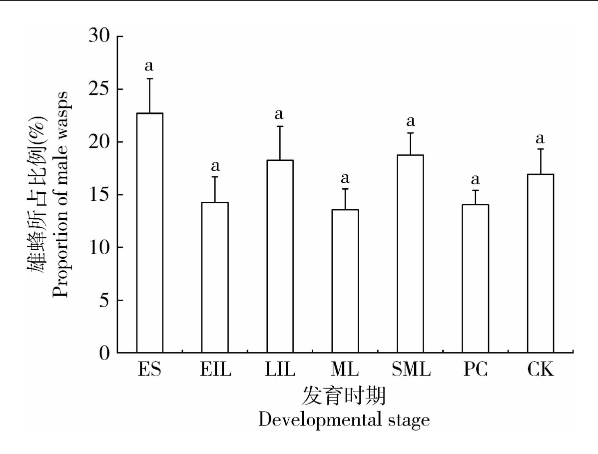


图 1 不同发育时期缺失母蜂抚育时管氏肿腿蜂子代的性比

Fig. 1 The sex ratios of offspring of *Scleroderma guani* without maternal care in different developmental stages

ES：自卵期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in egg stage；EIL：自低龄幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in early instar larva；LIL：自高龄幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in late instar larva；ML：自老熟幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in mature larva；SML：自吐丝幼虫期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in spinning mature larva；PC：自茧蛹期始缺失母蜂抚育 Lack of maternal care in pupa cocoon；CK：全程均有母蜂抚育的对照 Maternal care in the whole stages. 柱上不同字母指示样本间差异显著(单因素方差分析 LSD 法，$P<0.05$)。Different letters above bars indicate significant differences (ANOVA/LSD, $P<0.05$). 图 2 和 3 同 The same for Figs. 2 and 3.

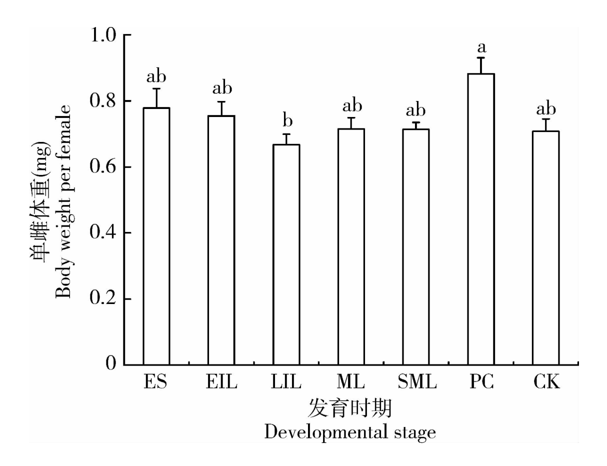


图 2 不同发育时期缺失母蜂抚育时管氏肿腿蜂子代雌成虫的体重

Fig. 2 The female adult weight of offspring of *Scleroderma guani* without maternal care in different developmental stages

虫、茧蛹期以及全程均有抚育的处理中，未出现子代因感染而死亡的现象。

通过分离感染的子代标本，得到一株无性型菌株，通过形态学观察，其鉴定特征为：在培养过程中，菌落先呈白色后显淡黄色、絮状，10 d 直径可达 17 mm，表面较平坦光滑，有大量无色分必物，背面有色素，淡黄色；培养 1 个月后，菌落经无性生殖产生大量淡黄色孢子粉，背面中间呈褐色圆点；产孢结构为簇生于菌丝上，瓶梗呈球形至瓶形结构，颈部明显变细延长成粗 1 μm，长达 20 μm 的产孢轴，轴上具小齿突，成 “之”字形弯曲；分生孢子球形、无色透明、光滑、孢子直径 2 ~ 3 μm；菌丝粗 1.5 ~ 2 μm，着生于“之”字结构上。在分生孢子梗或菌丝上大多具成球形的密实孢子头。经过与白僵菌属真菌形态学比较，发现该菌株形态特征与球孢白僵菌特征相符合，故鉴定其为球孢白僵菌 *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill.。

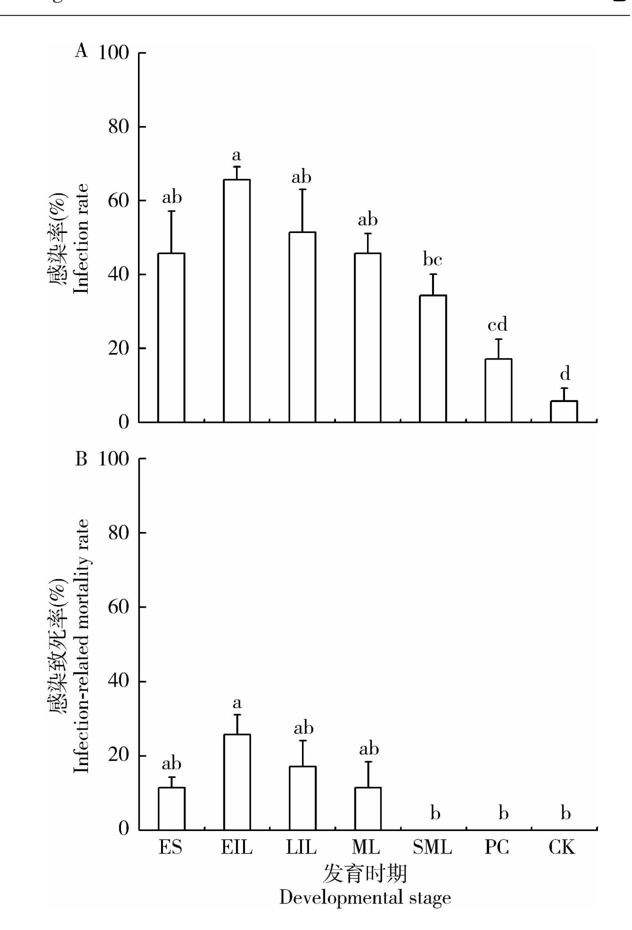


图 3 不同发育时期缺失母蜂抚育时管氏肿腿蜂子代被球孢白僵菌的感染率(A)和感染致死率(B)

Fig. 3 *Beauveria bassiana* infection rates (A) and infection-related mortality rates (B) of offspring of *Scleroderma guani* without maternal care in different developmental stages

3 讨论

管氏肿腿蜂的抚育行为贯穿其子代的整个发育

过程，与子代的发育、存活密切相关。实验表明，其子代蜂在不同发育阶段如若缺失母蜂抚育后，低龄幼虫、老熟幼虫、吐丝幼虫等平均发育历期均会延长，而且，子代存活率也显著降低，其中以老熟幼虫存活率降低最为明显。这可能是源于肿腿蜂幼虫属于蠕型幼虫（Gould and Bolton, 1988），若缺失母蜂抚育后，幼虫自身无法获取营养，以致生长缓慢、平均发育历期延长，甚至危及存活；另一方面，母蜂抚育有助于子代发育的同步性，如保证子代蜂同步羽化，以促进短时间内充分交配、协同寻找新的寄主（伍绍龙等, 2013；林芳芳等, 2015）。此结果与 Hu 等（2012）报道的哈氏肿腿蜂抚育行为对子代存活率的影响结果一致，但哈氏肿腿蜂的母蜂抚育行为还会影响其子代的性比分配（Hu *et al*., 2012），而本研究中并未发现管氏肿腿蜂母蜂抚育行为对其子代性比分配和单雌重量有影响。

在自然条件下，管氏肿腿蜂雌成蜂的抚育行为不仅仅局限于此。面对复杂多变的寄主及其寄主植物共同栖息的环境时，雌成蜂除了搜索或选择适宜寄主种类或虫态外，还要应对多种天敌昆虫或微生物的威胁（代平礼, 2003）。同其他半社会性昆虫一样，当管氏肿腿蜂遭遇食物短缺或者环境恶化时，其亲代间亦会协同觅食、克服寄主，或联合抵御昆虫天敌和微生物天敌等，以避免单独行动的风险（Tallamy, 2000, 2001；尚玉昌, 2008；Miller and Zink, 2012）。通过对试验中发现的昆虫病原微生物进行鉴定，该蜂子代发育过程中主要是受到球孢白僵菌的侵染，以老熟幼虫期最易发生，甚至当子代老熟幼虫期缺失母蜂抚育后，其感染率会明显增加、死亡率也随之增高。这可能是由于子代蜂发育到老熟幼虫时，取食加大、呼吸代谢和排泄物增多，若没有母蜂及时清理微栖境，将其搬离寄主残骸，会增加被不利微生物侵染的几率。目前，利用天敌昆虫管氏肿腿蜂、天敌微生物球孢白僵菌等天敌是野外常用的生物防治方法（张龙渊和张旭晓, 2011），借助管氏肿腿蜂携带球孢白僵菌联合防控天牛的方法已有报道，即通过昆虫载体将昆虫病原微生物传入钻蛀性害虫的蛹室中，从而提高防控天牛等蛀干害虫的防治效果（王功桂等, 2004；刘洪剑等, 2007）。据报道，管氏肿腿蜂雌成蜂携菌防治天牛的过程中自身也会受到不利影响，球孢白僵菌对管氏肿腿蜂雌成蜂具有一定侵染力和致病力（杨清碰和李莉, 2017），在介入球孢白僵菌达到有效防控天牛等蛀干类害虫的防治过程中，须注意球孢白僵菌对管氏肿腿蜂自身及子代的侵染影响，尤其是老熟幼虫发育时期最易被侵染。因此，明确球孢白僵菌对寄生蜂自身存活、繁殖和子代发育的不利影响，可为今后利用管氏肿腿蜂携带球孢白僵菌联合防控钻蛀性蛀干害虫的防治效果奠定基础。

同社会性昆虫相比，半社会性昆虫种群内没有出现明显的等级分化和分工协作，但已开始呈现出亲代互助、抚育后代、协同取食等初级社会性现象，并在其后代生长发育过程中扮演着重要角色，甚至关系到子代的生存和种群的繁衍（尚玉昌, 2006）。在适应不同生存环境的过程中，半社会性昆虫亲代抚育行为的表现形式多种多样，除了双亲抚育外（Schuster, 1992），更多地是以雌性抚育为主（Tallamy, 1984）；少数为雄性抚育，仅在半翅目猎蝽、负子蝽中发现（Smith, 1997）。最新研究发现，鞘翅目大红埋葬甲 *Nicrophorus vespilloides* 属于双亲抚育，其幼体发育与亲代间有着密切的化学通讯联系（Engel *et al*., 2016）。在 *N. vespilloides* 子代发育过程中，雌虫自身会释放出一种名为保幼激素Ⅲ的物质，进而引起雌性暂时不育；同时，此激素还促进雌虫体内合成一种挥发性物质（香叶酸甲酯），释放时将会调节雄性的交配行为，以减少雄性与之的交配次数，从而使得雌雄双亲将更多资源和精力投入到子代的抚育中，以提高子代的存活率和质量（Engel *et al*., 2016）。而管氏肿腿蜂的抚育形式为雌性抚育，其雌成蜂的行为可塑性强，具有一定学习能力，成虫经历会影响到随后子代成虫对寄主的搜索、选择和利用（Li *et al*., 2009, 2015），缺失亲代抚育会影响到子代（尤其是幼龄）的发育和存活（Tallamy and Wood, 1986），甚至其雌成蜂羽化后利用嗅觉或触觉对环境中特定化学信号的刺激具有选择性和学习适应性，这可能是源于这些经历过程中亲代或子代之间的化学信息交流（Li *et al*., 2009, 2015）。但目前信息素与抚育行为种内通讯系统的相互作用仍是未知的。

据此，可从肿腿蜂科昆虫雌性抚育的生物学特征的研究基础出发，借助其他半社会性昆虫抚育行为的研究技术与方法，进一步探究昆虫抚育行为的调控机制及适应性意义，都将有利于揭示昆虫半社会性到真社会性的进化历程，也为生物资源的保护与综合利用提供重要理论依据。

参考文献（References）

Chen J, Cheng HZ, 2000. Advances in applied research on *Scleroderma*

spp. *Chin. J. Biol. Control*, 16(4): 166 - 170. [陈君, 程惠珍, 2000. 肿腿蜂的应用研究进展. 中国生物防治学报, 16(4): 166 - 170]

Costa JT, 2006. The Other Insect Societies. Harvard University Press, Cambridge.

Dai PL, 2005. Study on Important Parasitoids of *Scleroderma guani*: Embryonic Development, Parasitizing Behavior and Rejuvenation. MSc Thesis, China Agricultural University, Beijing. [代平礼, 2005. 重要寄生性天敌管氏肿腿蜂的研究: 胚胎发育、寄生行为及蜂种复壮. 北京: 中国农业大学硕士学位论文]

Engel KC, Stökl J, Schweizer R, Vogel H, Ayasse M, Ruther J, Steiger S, 2016. A hormone-related female anti-aphrodisiac signals temporary infertility and causes sexual abstinence to synchronize parental care. *Nat. Commun.*, 7: 11035.

Gould I, Bolton B, 1988. The Hymenoptera. Oxford University Press, London.

Hardy ICW, Blackburn TM, 1991. Brood guarding in a bethylid wasp. *Ecol. Entomol.*, 16: 55 - 62.

He K, Xu ZQ, Dai PL, 2006. The parasitizing behavior of *Scleroderma guani* Xiao *et* Wu (Hymenoptera: Bethylidae) wasps on *Tenebrio molitor* pupae. *Acta Entomol. Sin.*, 49(3): 454 - 460. [贺凯, 徐志强, 代平礼, 2006. 管氏肿腿蜂对黄粉甲的寄生行为. 昆虫学报, 49(3): 454 - 460]

Hu Z, Zhao X, Li Y, Liu XX, Zhang QW, 2012. Maternal care in the parasitoid *Sclerodermus harmandi* (Hymenoptera: Bethylidae). *PLoS ONE*, 7(12): 1411 - 1411.

Hu ZR, Wu XY, Zhang YN, Han ZQ, Zhao CX, 2014. The research advance on biological contorl of *Scleroderoma guani*. *J. Fujian For. Sci. Technol.*, (3): 225 - 232. [胡尊瑞, 吴晓云, 张翌楠, 韩振芹, 赵晨霞, 2014. 管氏肿腿蜂生物防治研究进展. 福建林业科技, (3): 225 - 232]

Li L, Danier RM, Sun JH, 2009. The influence of prior experience on preference and performance of a cryptoparasitoid *Scleroderma guani* (Hymenoptera: Bethylidae) on beetle hosts. *Ecol. Entomol.*, 34(6): 725 - 734.

Li L, Liu ZD, Sun JH, 2015. Olfactory cues in host and host-plant recognition of a polyphagous ectoparasitoid *Scleroderma guani*. *BioControl*, 60(3): 307 - 316.

Lin FF, Tang XY, Meng L, Xu FY, Xie CX, Zheng HY, Li BP, 2015. Pre-oviposition and developmental duration in response to host body size and numbers of foundresses in *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae). *J. Nanjing Agric. Univ.*, 38(4): 584 - 589. [林芳芳, 唐秀云, 孟玲, 徐福元, 谢春霞, 郑华英, 李保平, 2015. 寄主体型大小和母蜂数量对管氏肿腿蜂产卵前期和发育历期的影响. 南京农业大学学报, 38(4): 584 - 589]

Liu HJ, Piao CG, Wang LF, 2007. Biocontrol of *Monochamus alternatus* by *Beauveria bassiana* and *Scleroderma guani*. *Sci. Sil. Sin.*, 43(5): 64 - 68. [刘洪剑, 朴春根, 汪来发, 2007. 白僵菌和肿腿蜂对松墨天牛幼虫的作用. 林业科学, 43(5): 64 - 68]

Miller JS, Zink AG, 2012. Parental care trade-offs and the role of cannibalism in the maritime earwig, *Anisolais maritima*. *Anim. Behav.*, 83(6): 1387 - 1394.

Resh VH, Carde RT. 2003. Encyclopedia of Insects. Academic Press, Amsterdam. 76: 848 - 850.

Schuster J, 1992. Passalidae: state of larval taxonomy with description of new world species. *Fla. Entomol.*, 75(3): 357 - 369.

Shang YC, 2006. Social life of ants. *Bull. Biol.*, 41(4): 5 - 7. [尚玉昌, 2006. 蚂蚁的社会生活. 生物学通报, 41(4): 5 - 7]

Shang YC, 2008. Social life of bees. *Bull. Biol.*, 43(2): 15 - 17. [尚玉昌, 2008. 蜜蜂的社会生活. 生物学通报, 43(2): 15 - 17]

Smith RL, 1997. Evolution of paternal care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). In: Choe JC, Crespi BJ eds. The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids. Cambridge University Press, Cambridge. 116 - 149.

Tallamy DW, 1984. Insect parental care. *BioScience*, 34(1): 20 - 24.

Tallamy DW, 2000. Sexual selection and the evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Anim. Behav.*, 60(5): 559 - 567.

Tallamy DW, 2001. Evolution of exclusive paternal care in arthopods. *Annu. Rev. Entomol.*, 46: 139 - 165.

Tallamy DW, Wood TK, 1986. Convergence patterns in subsocial insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 31: 369 - 390.

Tang X, Meng L, Kapranas A, Xu F, Hardy ICW, Li B, 2014. Mutually beneficial host exploitation and ultra-biased sex ratios in quasisocial parasitoids. *Nat. Commun.*, 5: 4942.

Trumno. 2012. Pattern of parental care in invertebrates. In: Royle NJ, Smiseth RT, Kolliker M eds. The Evolution of Parental Care. Oxford University, Oxford. 81 - 100.

Wang GG, Zhou LH, Wang CX, 2004. Techniques of using *Scleroderma guani* against *Monochamus alternatus*. *For. Pests Dis.*, 23(3): 32 - 34. [王功桂, 周灵会, 王长旭, 2004. 管氏肿腿蜂防治松墨天牛技术. 中国森林病虫, 23(3): 32 - 34]

Wu SL, Xu FY, Li BP, Meng L, 2013. Initiation and rhythm of larva-translocation behavior during maternal care in an ectoparasitoid *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae). *Acta Entomol. Sin.*, 42(3): 308 - 311. [伍绍龙, 徐福元, 李保平, 孟玲, 2013. 管氏肿腿蜂雌性抚育中幼虫转移行为的启动和节律. 昆虫学报, 42(3): 308 - 311]

Wu W, Cheng SC, Liu DB, 2008. Study on optimal parasitoid-host ratio of breeding bethylid with larvae of *Monochamus alternatus*. *J. Southwest For. Coll.*, 28(3): 24 - 26. [吴伟, 程绍传, 刘德波, 2008. 松墨天牛幼虫繁育肿腿蜂适宜蜂虫比研究. 西南林业大学学报, 28(3): 24 - 26]

Xiao GR, 1992. Forest Insects of China. 2nd ed. China Forestry Publishing House, Beijing. 1262 - 1265. [萧刚柔, 1992. 中国森林昆虫(第2版). 北京: 中国林业出版社. 1262 - 1265]

Yang QP, Li L, 2017. Negative influence of *Beauveria bassiana* infection on female adults of a cryptoparasitoid *Scleroderma guani* (Hymenoptera: Bethylidae). *Acta Entomol. Sin.*, 60(1): 53 - 59. [杨清碰, 李莉, 2017. 球孢白僵菌侵染对管氏肿腿蜂雌成蜂的不利影响. 昆虫学报, 60(1): 53 - 59]

Yang W, Xie ZH, Zhou ZJ, Huang Q, Yang CP, 2005. The learning behavior of *Scleroderma sichuanensis* Xiao (Hymenoptera: Bethylidae) fed on the fictitious hosts *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae). *Acta Entomol. Sin.*, 48(5): 731 -

735.［杨伟，谢正华，周祖基，黄琼，杨春平，2005. 用替代寄主繁殖的川硬皮肿腿蜂的学习行为. 昆虫学报，48(5)：731－735］

Yang ZQ, 2004. Advance in bio-control researches of the important forest insect pests with natural enemies in China. *Chin. J. Biol. Control*, 20(4): 221－227.［杨忠岐，2004. 利用天敌昆虫控制我国重大林木虫害研究进展. 中国生物防治，20(4)：221－227］

Yao WJ, Yang ZQ, 2008. Mass-rearing of *Scleroderma guani* (Hymenoptera: Bethylidae) with substitute host. *Chin. J. Biol. Control*, 24(3): 220－226.［姚万军，杨忠岐，2008. 人工繁殖管氏肿腿蜂的替代寄主研究. 中国生物防治，24(3)：220－226］

Zhang LY, Zhang XX, 2011. Research progress of biological control of *Monochamus alternatus*. *Shaanxi For. Sci. Technol.*, 20(3): 33－36.［张龙渊，张旭晓，2011. 我国松墨天牛生物防治研究进展. 陕西林业科技，20(3)：33－36］

Zhang WG, Sun XG, Qu AJ, Liu YL, 2004. Studies on the parasitic and oviposition behavior of *Scleroderma guani*. *Nat. Enemies Insects*, 26(1): 28－33.［张卫光，孙绪艮，曲爱军，刘亚利，2004. 管氏肿腿蜂的寄生与产卵行为研究. 昆虫天敌，26(1)：28－33］

Zhang ZX, Tian SZ, 1980. A preliminary report of biology and application of a bethylid wasp attacking longhorned beetles. *Entomol. Knowl.*, 27(2): 71－73.［张仲信，田淑贞，1980. 天牛肿腿蜂生物学特性及其利用的研究初报. 昆虫知识，27(2)：71－73］

Zhou ZJ, Yang W, Zeng CH, Yang DM, Ye WJ, 1997. Biological characters of *Scleroderma sichuanensis* Xiao. *Sci. Sil. Sin.*, 33(5): 475－480.［周祖基，杨伟，曾垂惠，杨德敏，叶伟军，1997. 川硬皮肿腿蜂生物学特性的研究（膜翅目：肿腿蜂科）. 林业科学，33(5)：475－480］

（责任编辑：赵利辉）